

Aus dem Physiologischen Institut der Universität München
Direktor: Prof. Dr. R. Wagner

**Die dynamische Dehnbarkeit
des *M. retractor penis* der Schildkröte
unter verschiedenen Bedingungen**

Inaugural-Dissertation

Zur Erlangung der Doktorwürde in der gesamten Medizin
verfaßt und einer hohen medizinischen Fakultät der
Ludwig-Maximilians-Universität zu München



vorgelegt von
Peter Sörensen
aus Hamm
1961

Mit Genehmigung der Medizinischen Fakultät

Berichterstatter: Prof. Dr. med. H. Reichel

Mitberichterstatter: Prof. Dr. med. R. Wagner

Dekan: Prof. Dr. med. Herrmann

Tag der mündlichen Prüfung: 16. Oktober 1962



Sonderdruck aus

Band 113, Heft 5 (1963)

ZEITSCHRIFT FÜR BIOLOGIE

VERLAG URBAN & SCHWARZENBERG, MÜNCHEN-BERLIN

Alle Rechte, auch die des Nachdrucks, der photomechanischen Wiedergabe und der Übersetzung, vorbehalten

*Aus dem Physiologischen Institut der Universität München
(Direktor: Prof. Dr. R. Wagner)*

**Die dynamische Dehnbarkeit des *M. retractor penis*
der Schildkröte unter verschiedenen Bedingungen**

Von Peter Sörensen

Mit 7 Abbildungen

Eingegangen am 18. Oktober 1962



Einleitung

Der ruhende Muskel ist ein gedämpft elastischer Körper. Seine in dynamischen Versuchen gemessene Dehnbarkeit (Längenänderung Δl / Spannungsänderung Δk) ist stets kleiner als im statischen Versuch (H. Reichel 1960). Im kontrahierten Zustand läßt sich der Muskel direkt nur auf sein dynamisch-elastisches Verhalten prüfen, weil jede erzwungene Spannungs- oder Längenveränderung auch Änderungen der aktiven Verkürzung bewirkt, die mit den elastischen Zustandsänderungen interferiert. Auch dynamische Versuche müssen so angelegt sein, daß die aufgezwungenen Spannungs- oder Längenänderungen wesentlich schneller ablaufen als die Kontraktionen. Die Geschwindigkeit der aktiven Verkürzung muß also gegenüber der Geschwindigkeit der aufgezwungenen Längenänderung sehr klein sein. Nur sehr langsame Muskeln (M. coracobrachialis der Schildkröte) erfüllen diese Bedingung bei Temperaturen unter 10° C (H. Reichel et al. 1956). Bei höheren Temperaturen kann man mit einigen Vorbehalten nur im Gipfel einer Einzelkontraktion oder eines Tetanus, wenn die Kontraktionsgeschwindigkeit Null ist, nicht aber im Anstieg oder während der Erschlaffung die dynamische Dehnbarkeit messen. Der langsamste, bisher bekannte (P. Hoffmann 1913) aber noch nicht ausreichend untersuchte Skelettmuskel ist der M. retractor penis der Schildkröte. Bei der Bedeutung, die man den elastischen Eigenschaften des Muskels für alle Kontraktionstheorien beimißt (A. V. Hill et al 1952 und F. Buchthal et al. 1951), erscheinen Versuche an diesem parallel-

faserigen Muskel besonders geeignet, um zwischen der einen oder der anderen Deutung bereits bekannter an anderen Präparaten gewonnener Befunde zu entscheiden.

Herrn Professor Dr. med. H. Reichel danke ich für die Überlassung des Themas, für die Möglichkeit in seinem Labor arbeiten zu können, für die sehr anregenden Diskussionen und sein großzügiges Entgegenkommen bei allen auftretenden Schwierigkeiten. Ebenso danke ich ihm für die Übernahme des Referates.

Herrn Privatdozent Dr. med. A. Bleichert danke ich für seine wertvollen Hinweise und für das große Interesse, das er den Versuchen entgegenbrachte.

Methoden

1. Präparat und Präparation: Als Versuchsobjekte dienen Musculi retractores penis von Testudo Graeca. Das Gewicht der Tiere liegt zwischen 350 und 550 g. Insgesamt liegen Befunde von 60 Versuchen aus dem Sommer 1959 und 1960 vor. Die paarigen Muskeln werden nach der Angabe von P. Hoffmann freigelegt (P. Hoffmann 1913), ohne Dehnung aus der Bindegewebshülle gehoben, an Ursprung und Ansatz abgetragen und in Nährlösung (s. u.) von Zimmertemperatur gebracht. Die Präparation dauert etwa 20 Minuten. Wahlweise wird einer der beiden Muskeln mit seiner ganzen Länge oder mit einer Teillänge oder einem Teilquerschnitt im Versuch verwendet. Der andere Muskel liegt für ca. 6 Stunden in Nährlösung nach Barkan, Broemser und Hahn (1922) mit einem Zusatz von 100 mg % Glukose und einer Temperatur von 3 bis 5° C; er dient zu Vergleichsmessungen.

2. In der Versuchsanordnung, die in einigen Teilen gegenüber der von H. Pieper et al. (1951) verwandten vervollständigt wurde, ist der Muskel an seinem oberen Ende durch ein Juwelierkettchen (Gewicht konstant 74 mg) mit einem optischen Spannungshebel¹⁵, an seinem unteren Ende mit einem Längenhebel⁸ durch eine Seidenfadenligatur fest verbunden (Abb. 1 a). Die Dehnbarkeit des Seidenfadens relativ zu der des Muskels ist sehr gering und verfälscht die Resultate nur sehr wenig. Weil der Fehler für alle Messungen derselbe ist, spielt er für die Vergleichsmessungen keine Rolle. Der Längenhebel⁸ ist durch den Stab⁵ mit dem Exzenter³ gekoppelt, dessen Achse mit dem Hebel¹⁸ fest verbunden ist. Drehbewegungen des Hebels¹⁸ wirken sich auf den Muskel als Längenänderung aus. In den vorliegenden Versuchen kann sich der Hebel¹⁸ nur zwischen der Ausgangsstellung¹⁹ und der Endstellung²¹ bewegen. Diese Bewegung schneidet aus der Sinuskurve der am Muskel resultierenden Längenänderung ein Teilstück (Abb. 1 b) heraus. Der Muskel wird dabei wahlweise um 1 %, 0,5 % oder 0,25 % der Bezugslänge (s. u.) entdehnt. In der Ausgangsstellung¹⁹ ist der Hebel¹⁸ gegen den Zug eines Gummibandes (Pfeil) mechanisch arretiert. Zu einem bestimmten Zeitpunkt wird die Arretierung elektromagnetisch gelöst und der Hebel¹⁸ von dem Gummizug in Pfeilrichtung beschleunigt. Beim Anschlag des Hebels¹⁸ sind Eigenschwingungen des Systems nicht zu vermeiden (Abb. 1 c). Sie erschweren eine genaue Messung der im Augenblick des Aufschlags bestehenden Muskelspannung. Deshalb wird der Anschlagpunkt²¹ der Exzenterbewegung so gewählt, daß der Anschlag der Exzenterbewegung kurz nach dem Totpunkt liegt (Abb. 1 b). Eine in hundertstel Millimeter geeichte Skala²⁰ (Castell) am Exzenterlängenhebelsystem ermöglicht die Einstellung genauer reproduzierbarer Längenänderungen. Der Nullpunkt der Exzenterkala verschiebt sich während eines Versuches nicht. Zwischen den Versuchen wird nachgeeicht.

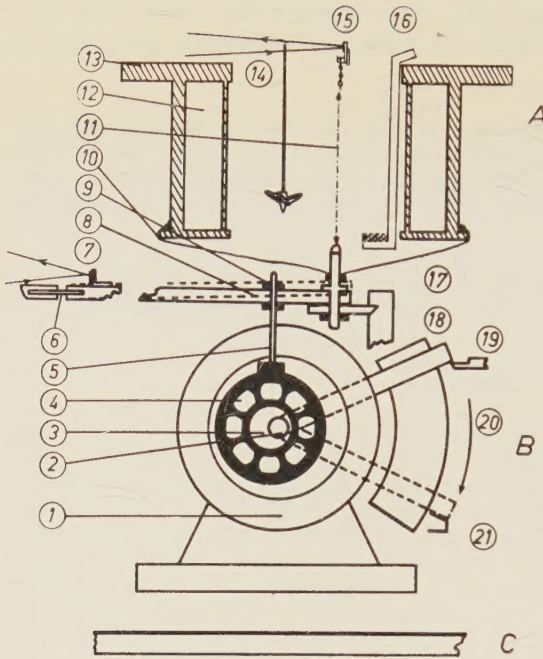


Abb. 1a. Schema der Versuchsanordnung (nähere Erklärung im Text). Teil A ist fest mit Teil C verbunden. Teil B ist gegen Teil A durch einen zwischen Teil B und Teil C befindlichen Antrieb grob verstellbar. Die Feineinstellung geschieht mit einer Stellschraube. 1—5 Exzenterantrieb: 1 Achslager, 2 Achse, 3 Exzenter, 4 Kugellager, 5 Stahlstab, 6 Blattfeder zur Fixierung des Längenhebels, 7 Längenspiegel, 8 Längenhebel, 9 Stellschraube, 10 Kühlkammer (steht mit dem Umwälzkryostaten in Verbindung) des Kunststoffbehälters 13, 14 Miniaturrührwerk, 15 Spannungsspiegel, 16 Fritte zur Sauerstoffzufuhr, 17 Skala zur Messung der Muskellänge, 18 Längenänderungshebel, 19 Arretierung, 20 Skala zur Einstellung einer bestimmten Längenänderung, 21 Anschlag, der Pfeil kennzeichnet die Richtung des Gummizuges (verändert nach H. Reichel, F. Zimmer u. A. Bleichert 1956).

Als Bezugslänge wird nicht die Situslänge gewählt, weil der *M. retractor penis* keine (anatomisch) gut fixierten Ansatzpunkte hat. Um die Längen einigermaßen von Versuch zu Versuch vergleichen zu können, verfährt man folgendermaßen: Das Präparat erhält eine Vorspannung, die in allen Versuchen am Gesamtquerschnitt der Präparate zwischen 3 und 5 g liegt. Ausgenommen sind die Versuche, in denen am intakten Ganzmuskel bei einer Vorspannung zwischen 0,5 und 1,0 g die Erschlaffungsphase auf die von *P. Hoffmann* gefundene Restverkürzung (*P. Hoffmann* 1913) untersucht werden soll. Faserbündel erhalten eine Vorspannung von 20 bis 50 mg. Der ruhende Muskel wird nach einer halb-

Abb. 1b. Schema zum Entdehnungsvorgang (Erklärung im Text). S_1 S_2 S_3 sind verschiedene willkürlich gewählte Startpunkte der Entdehnungen, die mit den Längenänderungen l_1 l_2 l_3 in den Zeiten t_1 t_2 t_3 erfolgen; t Totpunkt der Exzenterbewegung; a Anschlagspunkt, der in der Versuchsanordnung direkt neben dem Totpunkt liegt.

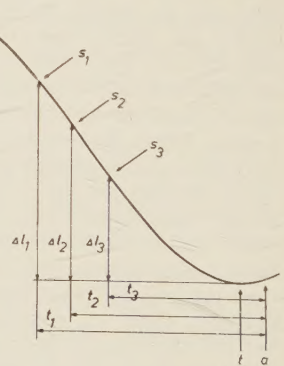


Abb. 1c. Schnelle Entdehnung mit Totpunkt und Eigenschwingungen beim Anschlagen kurz nach dem Totpunkt. Die Eigenschwingungen sind für die Messungen der dynamischen Dehnbarkeiten ohne Bedeutung.

stündigen Pause innerhalb von 15 Minuten durch Dehnung kurz auf das dreifache der maximalen Gipfelspannung (Einzelkontraktion) gebracht, die er nach einstündiger Vorreizung erreicht. (Der Reizabstand [s. u.] beträgt das ein- bzw. dreifache der Kontraktionszeit). Anschließend erfolgt während 5 Minuten ganz langsame Entdehnung bis auf die doppelte Gipfelspannung. Die zu dieser Ruhespannung gehörende Länge dient als Bezugslänge, die in den Versuchen zwischen 25 und 70 Millimeter liegt.

Die aus der Bezugslänge ermittelte Längenänderung Δl bleibt während eines Versuchspunktes (Temperatur, Längenänderung, Geschwindigkeit der Längenänderung, Reizstärke, Reizabstand, Registriergeschwindigkeit und Blendeneinstellung konstant) für alle Spannungsniveaus und auch während der Kontraktionen unverändert. Die Längenmessung des Präparates ist mit einem Fehler von $\pm 0,1$ mm behaftet.

Die Versuchsanordnung erlaubt keine Längenänderung mit konstanter Geschwindigkeit. Die Zeiten der Längenänderung liegen für die gesamten Versuche (Versuch: Versuchspunkte bei verschiedenen Temperaturen) zwischen 9 und 20 msec; sie sind je nach der Stärke des Gummizuges und nach der Größe der Längenänderung variabel. Die Entdehnungsgeschwindigkeiten liegen zwischen 8 und 45 cm/sec. Höhere Entdehnungsgeschwindigkeiten gestattet die Methode nicht.

3. Als Spannungsschreiber dient ein optischer Torsionsmyograph. Die Empfindlichkeit ist 10 bis 20 mm Ausschlag für 10 g bei einer optischen Hebellänge von 185 Zentimeter. Für diesen Empfindlichkeitsbereich beträgt die Abweichung von der Isometrie bei 30 g Vollausschlag $\frac{2}{100}$ bis $\frac{3}{100}$ mm, also maximal 1 % der Bezugslänge. Die Eigenfrequenz des Registriersystems liegt für den angegebenen Bereich zwischen 1820 und 1280 Hz, die des Gesamtsystems (Muskel in der Nährlösung plus Registrierinstrument) zwischen 440 und 220 Hz. Die Nullspannung des Hebels (Gewicht des ungedehnten Muskels mit Ligaturen und Juwelierkettchen minus Auftrieb) schwankt maximal um 0,25 mm, d. h. um 0,8 % bei 30 mm Vollausschlag. Die Eichung wird stets bei Versuchsende in g vorgenommen.

4. Die Registrierung der Spannungsänderung erfolgt mit einem zentralen Kymographion, dessen Umlaufgeschwindigkeit um $\pm 0,2$ % schwankt. Die Umlaufgeschwindigkeit des Kymographions ist der Kontraktionsgeschwindigkeit durch ein stufenlos regelbares Friktionsgetriebe im Antriebsaggregat angepaßt. Zwei an dem dauernd umlaufenden Kymographen angebrachte Kontakte lösen Reiz und Entdehnung aus. Einer der beiden Kontakte ist auf einen Schlitten gebaut und dem anderen Kontakt gegenüber durch einen in hundertstel mm geeichten Feintrieb beweglich. Er dient zur Auslösung der Entdehnung zu jedem beliebigen Zeitpunkt nach dem Reiz.

5. Die Reizung erfolgt mit sicher übermaximalen Impulsen eines Rechteckreizgerätes (J. F. Tönnies, Freiburg i. Br.). Als Reizelektroden dienen zwei chlorierte Silberdrähte zu beiden Seiten des Präparates in einem mm Abstand von dessen Oberfläche.

6. Die Versuchstemperaturen liegen zwischen Null und 40°C . In den einzelnen Versuchspunkten ist sie auf $\pm 0,1^{\circ}\text{C}$ konstant. Die Regelung erfolgt durch einen Umwälzthermostaten (Wobser, Lauda, Typ U. K. 15). Ein Miniaturrührwerk sorgt für Temperaturgleichheit und gute Carbogensättigung (Carbogen: 95 % O_2 plus 5 % CO_2) an allen Stellen des Bades, dessen Flüssigkeitsmenge je nach Präparatlänge zwischen 160 und 450 m^3 liegt.

7. Meßwerte: Als Maß für die Dehnbarkeit eines Muskels $\Delta k/\Delta l$ dient der Spannungsabfall Δk , den der Muskel bei einer schnellen Entdehnung um die Strecke Δl von einem bestimmten Spannungsniveau k_{max} erfährt. Die Ablesung der registrierten Spannungsausschläge geschieht mit einer Millimeter-

netzplatte. Der Ablesefehler beträgt maximal $\pm 0,1$ mm. Da die Meßwerte Δk mit Zunahme der Spannung $k_{\max}$ und der Größe der Längenänderung Δl zunehmen, hängt der relative Meßfehler von $k_{\max}$ und Δl ab. Bei kleinen Längenänderungen Δl und kleinen Spannungen $k_{\max}$ kann er unter Berücksichtigung aller im Versuch erfaßbaren Fehler bis zu $\pm 12\%$ des Meßwertes betragen.

8. Versuchsgang: Nach Temperatúrausgleich zwischen Muskel und Bad wird die Nullspannung registriert, die Bezugslänge (s. o.) bestimmt und die beabsichtigte Längenänderung Δl am Exzenter eingestellt. Anschließend erfolgt die Registrierung der Spannungsänderung bei schnellen Entdehnungen von verschieden hohen Ausgangsspannungen im Ruhezustand.

Dann wird der Muskel gereizt, bei hohen Temperaturen 30 Minuten, bei tiefen Temperaturen 60 Minuten lang. Der Reizabstand beträgt in der Mehrzahl der Versuche das dreifache der Kontraktionszeit, bei einer kleineren Zahl (20) nur die einfache Kontraktionszeit. In den anschließenden Aufnahmen der isometrischen Einzelzuckung wird der Muskel durch entsprechende Einstellung der beiden Kontakte am Kymographion genau auf dem Gipfel der Kontraktion um denselben Betrag entdehnt wie im Ruhezustand. Nach 10 derartigen Aufnahmen wird die Nullspannung nochmals zur Kontrolle aufgenommen.

Weitere 10 Versuche werden an tetanisch gereizten Präparaten durchgeführt. Der Reizabstand zwischen zwei Tetani liegt je nach der Temperatur zwischen 15 und 45 Minuten. Gereizt wird mit Fusionsfrequenz und übermaximaler Reizstärke. Auch bei diesen Versuchen ist eine rhythmische Vorreizung nötig. Die Entdehnungsauslösung erfolgt stets von Hand, wenn der Muskel seine Maximalspannung erreicht hat.

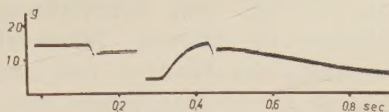
In allen Versuchen wird der Versuchsgang bei mindestens drei verschiedenen Temperaturen, in 5 Versuchen zusätzlich mit verschieden großen Längenänderungen (1,0 %, 0,5 %, 0,25 % der Bezugslänge) wiederholt. Der untersuchte Temperaturbereich liegt zwischen Null und 40°C . In jedem Versuch liegen die drei Temperaturen um etwa je 10°C auseinander, dabei wechselt die Richtung der Temperaturänderung von Versuch zu Versuch. In 5 Versuchen beginnen die Aufnahmen bei einer niedrigen Temperatur (0 bis 5°C), werden bei einer mittleren Temperatur (18 bis 24°C) und bei einer hohen Temperatur (33 bis 44°C) und schließlich wieder bei der mittleren Temperatur und bei der Ausgangstemperatur wiederholt. Die Dauer eines einzelnen Versuches liegt je nach Versuchsziel und Anzahl der Temperaturpunkte zwischen sechs und neunzehn Stunden.

Ergebnisse

1. Der *Musculus retractor penis* hat bei 30°C eine Anstiegszeit von 0,2 Sekunden, bei 15°C beträgt sie 0,6 Sekunden und bei 5°C 2,9 Sekunden. Der Temperaturkoeffizient (Q_{10}) der Anstiegszeit ist also $\sim 2,6$.

2. Die isometrisch entwickelte Kraft hängt von der Vordehnung, der Temperatur und vom Querschnitt ab. Bringt man den ruhenden Muskel auf das dreifache Spannungsniveau der Gipfelspannung, die er maximal bei 5 g Vorbelastung in einer isometrischen Einzelkontraktion erreicht, dann ist nach Entlastung auf 5 g seine Länge um etwa 50 bis 70 % gegenüber der Länge vor Belastung vergrößert; in diesem Zustand der plastischen Verlängerung ist die Kontraktionskraft um etwa 50 bis 70 % kleiner als im Anfang. Der Abfall der Kontraktionskraft ist unabhängig von der Reizfolge und der Reizdauer und läßt sich auch bei tetanischen

Abb. 2. Originalkurven (verkleinert auf ein Viertel) bei isometrischer Einzelzuckung (rechts) und in Ruhe (links) bei gleicher Spannung ($k_{\max}$). Temperatur $39,1^{\circ}\text{C}$, Ausgangslänge $l_0 = 31\text{ mm}$, Längenänderung $\Delta l = 8/100\text{ mm}$, Geschwindigkeit der Längenänderung $9,2\text{ cm/sec}$, dynamische Überhöhung = 3% .



Kontraktionen nachweisen. Das Verhältnis von tetanischer Gipfelspannung zur Gipfelspannung bei Einzelkontraktion bleibt unabhängig von der irreversiblen Verlängerung konstant.

3. Die Erschlaffung erfolgt sehr langsam ohne Restverkürzung. Bei der Hälfte (= 8 Versuche) der hierauf untersuchten Präparate wird statt der Restverkürzung (*P. Hoffmann* 1913) ein Phänomen beobachtet, das als Nachschwankung bezeichnet werden soll: In der Erschlaffungsphase der isometrischen Einzelkontraktion unterschreitet der Muskel die Ausgangsspannung zunächst, um erst in etwa 30 bis 60 Sekunden wieder die Ausgangsspannung zu erreichen. Der Betrag liegt zwischen $1,5$ und $1,9\%$ der jeweils erreichten Gipfelspannung. Dieses Verhalten wird nur bei Temperaturen zwischen Null und 8°C gefunden; es verschwindet mit steigender Temperatur und Vorbelastungen, die größer als 2 g sind. Bei der Präparation stark vorgedehnte Objekte zeigen dieses Phänomen nicht.

4. Die isometrische Gipfelspannung nimmt mit steigender Temperatur ab, mit fallender Temperatur zu. Dabei liegen die Werte im Abkühlungsversuch über den Werten im Erwärmungsversuch, wenn mit der Abkühlung begonnen wird. Der Unterschied ist auch bei vollständigem Temperatúrausgleich zwischen Muskel und Bad (nach 60 Minuten) nachweisbar. Beginnt man mit dem Erwärmungsversuch, so liegen alle Werte auf derselben Kurve wie im nachfolgenden Abkühlungsversuch.

5. Trägt man den Spannungsabfall Δk bei einer Entdehnung als Funktion der Ausgangsspannung $k_{\max}$ auf, so ergibt sich für die Werte beim ruhenden, nicht gereizten Muskel annähernd eine Gerade. Diese Gerade zeigt für alle untersuchten Temperaturen (0 bis 40°C) unter sonst gleichen Bedingungen denselben Verlauf. Die dynamische Dehnbarkeit des ruhenden Muskels ist also nicht temperaturabhängig (Abb. 3). Dieses findet auch *Castell* (1961).

6. Trägt man den dynamischen Spannungsabfall Δk bei plötzlicher Entdehnung für den kontrahierten Muskel im Maximum einer isometrischen Einzelzuckung auf, so liegen die Δk -Werte bei allen untersuchten Temperaturen höher als die Ruhewerte bei derselben Spannung $k_{\max}$. Der prozentuale Unterschied zwischen dem Δk -Wert während der Kontraktion und dem Δk -Wert in Ruhe ist nicht für alle Temperaturstufen gleich groß. In Abb. 3 beträgt diese Differenz (im folgenden „dynamische Überhöhung“ genannt) bei $10,4^{\circ}\text{C}$ 31% , bei $23,8^{\circ}\text{C}$ 23% und bei 39°C $8,5\%$.

7. Trägt man die während der Kontraktions- und Erschlaffungsphase gewonnenen dynamischen Dehnbarkeiten wie in Abb. 7 auf, so stimmen

die Anstiegs- und Erschlaffungswerte bei Temperaturen bis zu 21°C überein. Bei höheren Temperaturen ergibt sich eine zunehmende Abweichung der Anstiegs- und Erschlaffungswerte; die Werte $\Delta k/\Delta l$ liegen für die Erschlaffungsphase stets höher als für die Anstiegsphase.

8. Bei tetanischen Kontraktionen sind die dynamischen Überhöhungen ebenso temperaturabhängig wie bei Einzelzuckungen. So beträgt z. B. die dynamische Überhöhung bei Einzelkontraktion (Temperatur $23,5^{\circ}\text{C}$) 11,3 %, für die tetanische Kontraktion (Temperatur $23,5^{\circ}\text{C}$) 14,0 % (Abb. 4).

9. Wie schon aus den Abb. 3 und 4 hervorgeht, ist die dynamische Überhöhung unabhängig von der Spannung, die der Muskel isometrisch aktiv entwickelt. So ist im Beispiel der Abb. 4 bei $23,5^{\circ}\text{C}$ die Gipfelspannung im isometrischen Tetanus 45,5 g, bei der Einzelzuckung aber nur 12,4 g; die dynamischen Überhöhungen sind praktisch gleich groß. Dasselbe trifft auch für die Vergleichspunkte der Abb. 3 und 4 zu. Bei Ermüdung des Muskels nimmt die Gipfelspannung um 40 % ab; die dynamische Überhöhung bleibt unverändert.

10. In der Abb. 5 sind sowohl die dynamischen Überhöhungen als auch die Gipfelspannungen in Abhängigkeit von der Temperatur aufgetragen. Beide Werte sinken mit steigender Temperatur ab, doch ist der Abfall der dynamischen Überhöhung wesentlich steiler als der der Gipfelspannung. Extrapoliert man die Kurve der dynamischen Überhöhung nach steigenden Temperaturen, so nähert sie sich bei etwa 42°C dem Wert Null. Die Meßwerte bei den höchsten experimentell noch möglichen Versuchstemperaturen ($39,8^{\circ}\text{C}$) liegen zwischen 10 % und 0 %. Extrapoliert man die Kurve nach fallenden Temperaturen, so erhält man für 0°C eine dynamische Überhöhung von 47 %. Die Meßwerte von vier Versuchen liegen zwischen 42 und 59 %.

11. Die dynamische Überhöhung nimmt bei gleicher Temperatur mit steigender Entdehnungsgeschwindigkeit zu. Abb. 6 zeigt Meßwerte aus drei Versuchen mit drei verschiedenen Längenänderungen von 1 %, 0,5 % und 0,25 % der Bezugslänge. Die bei den einzelnen Meßwerten angegebenen Zahlen bedeuten die entsprechenden mittleren Entdehnungsgeschwindigkeiten (cm/sec). Alle senkrecht übereinander liegenden Meßpunkte gehören einem Einzelversuch an. In jedem Einzelversuch steigt die dynamische Überhöhung mit der Entdehnungsgeschwindigkeit. Die Streuung der Meßwerte beruht auf individuellen Unterschieden der einzelnen Muskeln.

12. Faserbündel des *Musculus retractor penis* (3 Versuche) verhalten sich in ihrer dynamischen Überhöhung wie der Ganzmuskel. Mit Ausnahme der Erwärmungs- und Abkühlungserscheinungen am Ganzmuskel (Punkt 4) verhalten sie sich in allen anderen hier beschriebenen Eigenschaften wie der Ganzmuskel.

Abb. 3. Spannungsabfall Δk als Funktion der Spannung $k_{\max}$ bei konstanter Längenänderung Δl . Bezugslänge $l_0 = 28$ mm, Längenänderung $\Delta l = 14/100$ mm, (d. h. 0,5% von l_0). Geschlossene Kreise: ruhender Muskel, offene Kreise: dynamische Werte im Gipfel einer isometrischen Einzelkontraktion als Mittelwert aus 10 Messungen. Werte mit Abstrich bei 39° C, Werte mit Aufstrich bei 24° C, Werte ohne Marke bei 10° C.

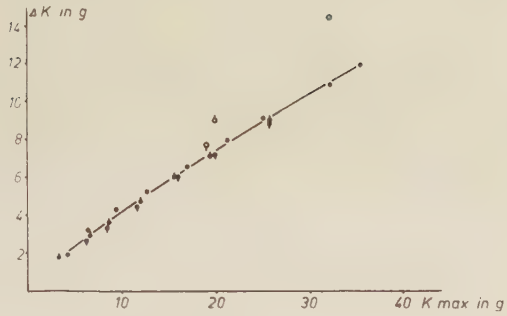


Abb. 4. Verhalten von dynamischer Dehnbarkeit beim ruhenden Muskel (geschlossene Kreise), bei isometrischer Einzelzuckung (offene Kreise) und im isometrischen Tetanus (Kreuze) bei verschiedenen Temperaturen und konstanter Längenänderung Δl . Symbole mit Marke: Versuchstemperatur 23,5° C, Symbole ohne Marke: Versuchstemperatur 0° C. Bezugslänge $l_0 = 47$ mm, Längenänderung $\Delta l = 17/100$ mm.

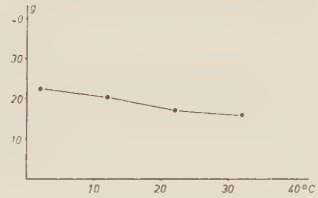
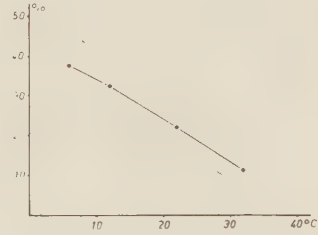
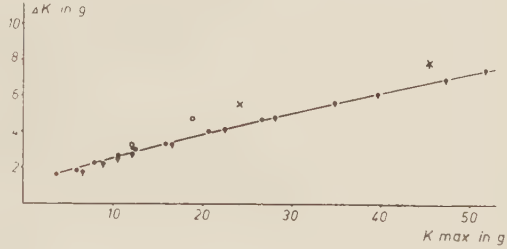


Abb. 5. Dynamische Überhöhung (obere Kurve) bei konstanter Längenänderung Δl (0,5% von l_0) und Gipfelspannung $k_{\max}$ (untere Kurve) bei isometrischer Einzelzuckung in Abhängigkeit von der Temperatur als Mittelwerte aus 20 Versuchen. Die obere und untere dünne Linie in beiden Kurven gibt die maximale Streuung an.



Abb. 6. Dynamische Überhöhung in Abhängigkeit von der Temperatur. Drei Versuche mit Angabe der mittleren Entdehnungsgeschwindigkeit in cm/sec. Kreise mit Abstrich: Längenänderung $\Delta l = 0,25\%$ der Bezugslänge l_0 , Kreise mit Aufstrich: Längenänderung $\Delta l = 0,5\%$ der Bezugslänge l_0 , Kreise ohne Symbol: Längenänderung $\Delta l = 1,0\%$ der Bezugslänge l_0 .

Diskussion

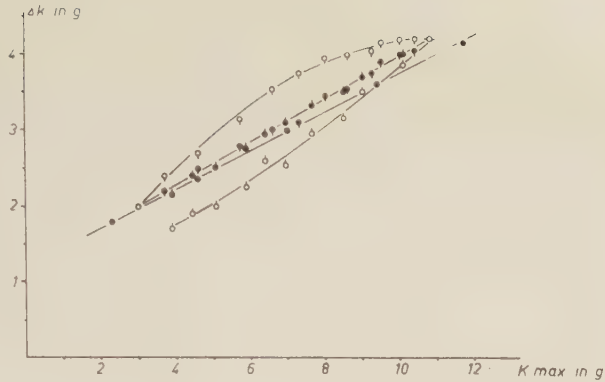
Der *Musculus retractor penis* ist mit den angegebenen Anstiegszeiten der langsamste bisher untersuchte Skelettmuskel (vgl. dazu die Tabelle bei *H. Reichel* 1960). Die von *P. Hoffmann* angegebenen Anstiegszeiten von 0,6 Sekunden bei 19° C und 3,5 Sekunden bei 8° C lassen sich jedoch bei keinem der verwendeten Präparate feststellen. Der Mittelwert für 19° C liegt bei 0,45 Sekunden und der für 8° C bei 1,2 Sekunden.

Die Temperaturabhängigkeit der isometrischen Gipfelspannung entspricht dem Verhalten von vielen Objekten, besonders von Herzmuskeln (*P. Heintzen* 1956 und *H. Reichel* 1960). Die Gipfelspannung hat nicht wie andere Muskeln (*M. gastrocnemius* Frosch) ein Maximum bei 4 bis 5° C (*R. Wagner* 1926), stellt sich aber bei anfänglicher Abkühlung mit nachfolgender Erwärmung auf andere Werte ein wie bei anfänglicher Erwärmung und nachfolgender Abkühlung. Eine Deutung dieses von *R. Wagner* (1926) bereits beschriebenen Verhaltens scheint vorläufig nicht möglich. Für die Abhängigkeit der Gipfelspannung von der Anfangstemperatur und der Richtung der Temperaturänderung beim Ganzmuskel wäre das Auftreten von zentralen hypoxischen Zonen mit u. U. irreversiblen Schäden zu diskutieren. Wie weit diese zu einem anatomisch faßbaren Substrat führen, wird noch zu klären sein. Ebenso entzieht sich die Abhängigkeit der Gipfelspannung von der plastischen Verlängerung einer befriedigenden Erklärung. Dieser Befund steht aber in Einklang mit den von *Aubert et al.* (1951) und *H. Reichel* (unveröffentlichte Ergebnisse) an anderen Muskeln gewonnenen Ergebnissen. Er ist ein Hinweis für die Annahme, daß die plastischen und kontraktile Eigenschaften denselben Strukturen zuzuordnen sind. Eine mögliche Ursache für den Rückgang der Kontraktionskraft mit der plastischen Verlängerung ist die Abnahme des aktiven Querschnitts und die zunehmende Orientierung der kontraktile Ketten in der Längsrichtung (*H. J. Bandmann* und *H. Reichel* 1954, *U. Ebbecke* 1938, *E. Ernst* 1958, *K. Greven* 1950 und 1951 und *E. Wöhlich* 1940).

Die von *P. Hoffmann* (1913) beschriebene Restverkürzung in der Erschlaffungsphase war nicht erkennbar. Es ist möglich, daß *P. Hoffmann* diesen Effekt auch nur bei niedrigen Ausgangsspannungen beobachtet hat. Die beschriebene Nachschwankung, die sich nur bei niedrigen Ausgangsspannungen nachweisen läßt, kann auf plastischen Nachwirkungen beruhen (vgl. hierzu *R. Castell* 1961).

Der *Musculus retractor penis* eignet sich wegen seiner langen Kontraktionsdauer besonders gut für Untersuchungen der dynamischen Dehnbarkeit. Nach den mitgeteilten Befunden fallen die Werte $\Delta k/\Delta t$ in der Anstiegs- und Erschlaffungsphase in einem Temperaturbereich von 0° C bis 21° C zusammen, während bei dem langsamen *Musculus coracobrachialis* schon ab 10° C die Erschlaffungswerte über den Anstiegswerten liegen (*H. Reichel*, *F. Zimmer* und *A. Bleichert* 1956). Da in diesen Versuchsreihen etwa dieselben Entdehnungsgeschwindigkeiten benutzt

Abb. 7. Verhalten der dynamischen Ruhedehnbarkeit (geschlossene Kreise ohne Marke), der dynamischen Kontraktionsdehnbarkeit während des Anstiegs (offene Kreise mit Aufstrich) und der dynamischen Dehnbarkeit während der Erschlaffung (offene Kreise mit Abstrich) bei der isometrischen Einzelkontraktion. Geschlossene Kreise mit Marke sind die entsprechenden korrigierten Werte. Temperatur 39°C , Längenänderung $\Delta l = 0,25\%$ der Bezugslänge $l_0 = 40\text{ mm}$.



wurden, verhält sich also der M. retractor penis oberhalb von 21°C auch in dieser Beziehung etwa wie der M. coracobrachialis oberhalb 10°C . In beiden Fällen ist bei hohen Temperaturen die Kontraktions- und Erschlaffungsgeschwindigkeit relativ zur Entdehnungsgeschwindigkeit so groß, daß die Längenänderung der kontraktile Strukturen während der Entdehnung in der Zeit Δt als Meßfehler in die Δk -Werte eingehen: Im Anstieg der Kontraktion muß durch die schnelle Verkürzung der kontraktile Elemente in der Zeit Δt die Spannung um einen Betrag zunehmen, der den Spannungsabfall Δk während der Entdehnung meßbar verringert; in der Erschlaffungsphase muß die Spannung in der Zeit Δt um einen analogen Betrag abnehmen, der den Spannungsabfall Δk während der Entdehnung vergrößert.

Für diese Erklärung gibt es einen einfachen Beweis: Korrigiert man die im Anstieg und während der Erschlaffung registrierten Δk -Werte durch Addition des negativen oder positiven Spannungsbetrages, der sich aus der Verkürzung oder Erschlaffung der kontraktile Strukturen in der Zeit Δt ergibt, so fallen Anstiegs- und Erschlaffungswerte zusammen (Abb. 7). Die Verbindung der korrigierten Δk -Werte ergibt — wie in den Versuchen bei niedrigen Temperaturen — eine Gerade, die in den im Kontraktionsgipfel gemessenen Wert einläuft. Dieser Befund rechtfertigt zugleich das in den hier beschriebenen Versuchen angewendete Verfahren, als Maß für die Dehnbarkeit während der Kontraktion den Δk -Wert des Gipfels zu verwenden, in dem die Längenänderung der kontraktile Elemente praktisch Null ist.

Die fehlende Temperaturabhängigkeit der Dehnbarkeit des Muskels im ruhenden Zustand ist ein bekanntes Phänomen (H. Reichel 1951 und R. Castell 1961). Die von Buchthal et al. (1957) angegebene relativ hohe Temperaturabhängigkeit von Einzelfasern läßt sich nur schwer erklären, zumal Versuche an Faserbündeln des M. retractor penis diese am Ganzmuskeln erhobenen Befunde bestätigen. R. Castell findet für den ruhenden M. retractor penis auch keine Temperaturabhängigkeit (R. Castell 1961).

Die dynamische Überhöhung während der Kontraktion ist bei allen bisher untersuchten Skelettmuskeln von Kaltblütern nachweisbar (*H. Reichel* 1960). *Schoepfle et al.* (1946) sind dagegen zu dem Schluß gekommen, daß der *M. retractor penis* dieses Phänomen nicht zeige. An Warmblütermuskeln (Meerschweinchen bei 37 bis 38 °C) sind die dynamischen Dehnbarkeiten im Ruhe- und Kontraktionszustand gleich (*P. Honke* 1947). Die Deutung dieses Befundes am Skelettmuskel ist in der Literatur widerspruchsvoll. Die meisten Autoren messen der dynamischen Überhöhung eine Beweiskraft zu für die Annahme, daß der kontrahierte Muskel einen anderen elastischen Körper darstelle wie der ruhende Muskel. In der von *A. V. Hill* (1952) und seiner Schule vertretenen Form besagt diese Hypothese, daß die kontraktile Substanz im Ruhezustand vorwiegend plastische Eigenschaften habe und daher nicht als Träger der elastischen Dehnungskräfte in Frage komme. Bei der Erregung, also schon während der Latenzzeit, wandle sich dann dieses ursprünglich plastische Material in eine Substanz relativ geringer Dehnbarkeit um und bestimme nun die Elastizität während der Kontraktion bis zum Beginn der Erschlaffung. Träger der Elastizität seien dann im wesentlichen elastische Elemente, die in Serie zu kontraktilen Elementen liegen, während in Ruhe vorwiegend parallel-elastische Elemente (Bindegewebe und Sarkolemm) die elastischen Eigenschaften des Muskels bestimmen. Dagegen vertreten *Buchthal et al.* (1942; 1951; 1955; 1957) die Ansicht, daß eine Unterscheidung zwischen kontraktilen und elastischen Elementen unzulässig sei, weil dieselben Elemente wechselweise in eine relativ dehnbar lange Form und eine relativ undehnbar kurze Form übergehen könnten. Der Übergang von der langen in die kurze Form sei gerade das Charakteristikum der Kontraktion und bestimme die elastischen Eigenschaften des tätigen Muskels (Transmutationstheorie).

Beide Hypothesen enthalten die Voraussetzung, daß eine Kontraktion stets mit einer Änderung der elastischen Eigenschaften und zwar mit einer Abnahme der Dehnbarkeit verbunden ist. Aus dieser Voraussetzung würde sich zwangsläufig der Schluß ergeben, daß — unter sonst gleichen Bedingungen — die mechanischen Parameter der Kontraktion (Verkürzungsgeschwindigkeit, Gipfelhöhe) und die mechanischen Eigenschaften sich gleichsinnig ändern. Nach den vorliegenden Befunden bestehen solche Korrelationen nicht. Die dynamische Überhöhung (bezogen auf gleiche Spannung) ist unabhängig von der Kontraktionsgeschwindigkeit und von der im Kontraktionsgipfel erreichten isometrischen Spannung. Eindeutig ist dieser Befund in Ermüdungsversuchen, in denen außer der Gipfelhöhe alle anderen Parameter gleichbleiben. Beweiskräftig ist ferner der Vergleich von Einzelzuckung und Tetanus, der keine Unterschiede in der dynamischen Überhöhung — trotz der sehr verschiedenen isometrischen Spannung — zwischen beiden Kontraktionsformen ergibt. Abkühlung und Erwärmung ändert zwar die dynamische Überhöhung im selben Sinn, aber in ungleich stärkerem Ausmaß wie die Gipfelhöhe. Bei hohen Temperaturen entwickelt der Muskel noch erhebliche isometrische Span-

nungen, seine dynamische Dehnbarkeit ist aber nur wenig kleiner als in Ruhe. Die Ergebnisse sind also mit den Hypothesen von A. V. Hill et al. und von F. Buchthal et al. nicht vereinbar.

Die Versuche am *M. retractor penis* bestätigen aber den in den Versuchsreihen von F. Buchthal et al. (s. o.), A. V. Hill et al. (1950), aber auch von H. Reichel et al. (1960) erhobenen Befund, daß der kontrahierte Skelettmuskel (nicht aber der kontrahierte Herzmuskel [G. Lundin 1944, F. Zimmer und A. Bleichert 1955, H. Reichel 1960, C. Bommert 1961]) unter fast allen Bedingungen weniger dehnbar ist als der ruhende Muskel bei demselben Spannungsniveau. Auch der *M. retractor penis* der Schildkröte macht von dieser Regel keine Ausnahme. Die gegenteiligen Befunde von G. Schoepfle et al. (1946), die an einem nur kleinen Untersuchungsgut (bei Zimmertemperatur?) erhoben wurden, könnten methodisch bedingt sein oder auf einer Streuung der Meßwerte beruhen. So wäre denkbar, daß die Autoren zufällig Präparate mit einer geringen — mit ihrer Methode kaum meßbaren — dynamischen Überhöhung untersucht haben. In den Versuchen würde sich nach unseren Befunden unter denselben Bedingungen eine dynamische Überhöhung von etwa 10 % ergeben, die in den methodisch bedingten Streuungen untergehen; dabei ist zu berücksichtigen, daß die von den Autoren benutzte Längenänderung $\Delta l = 0,3\%$ der Ausgangslänge etwa 0,18 % unserer Bezugslänge entspricht.

Bis zu einem gewissen Grad können auch hormonell bedingte Änderungen in die Meßwerte eingehen. So hat R. Castell (1961) einen Einfluß der Jahreszeit auf die Dehnbarkeit des ruhenden *M. retractor penis* nachgewiesen. Außerdem hängt die Größe der dynamischen Überhöhung offenbar von Parametern ab, die sich unter dem Einfluß der Kontraktion zwar immer in derselben Richtung, aber in verschiedenem nicht vorauszu sehenden Ausmaß ändern.

Einen weiteren wichtigen Hinweis gibt ferner die in den hier beschriebenen Versuchen gezeigte Abhängigkeit der dynamischen Überhöhung von der Geschwindigkeit der Entdehnung. Diese beeinflusst den Temperaturkoeffizienten nachweisbar. Für Entdehnungsgeschwindigkeiten von etwa 10 cm/sec beträgt er 0,7 % pro 1°C ; für Geschwindigkeiten von etwa 17 cm/sec beträgt er 1,0 % pro 1°C . Auch die Streuung der Versuchsergebnisse an verschiedenen Muskeln ist zu einem Teil geschwindigkeitsabhängig. Man kann aus dieser Geschwindigkeitsabhängigkeit folgern, daß die Kontraktion nicht die statisch-elastischen Eigenschaften beeinflusst, sondern die Dämpfung des Systems erhöht. Damit wäre auch verständlich, daß die dynamische Dehnbarkeit des kontrahierten Muskels — im Gegensatz zu seinem Verhalten im ruhenden Zustand — temperaturabhängig wird (siehe hierzu H. Reichel 1960). Eine solche Annahme würde allen bisher erhobenen und den hier beschriebenen Befunden gerecht.

Zusammenfassung

Ganzmuskel und Faserbündel des *M. retractor penis* von Schildkröten werden wegen der niedrigen Kontraktionsgeschwindigkeit zur Messung der Dehnbarkeit bei schnellen Entdehnungen im Ruhezustand, während isometrischer Einzelzuckungen und im isometrischen Tetanus verwendet. Die Dehnbarkeit wird bei verschiedenen Temperaturen, bei verschiedenen Entdehnungsgeschwindigkeiten und bei verschiedenen großen Längenänderungen an ausgeruhten und an ermüdeten Präparaten untersucht.

Die Dehnbarkeit des ruhenden Muskels ist nicht temperaturabhängig. Die Dehnbarkeit des tätigen Muskels (isometrische Einzelzuckung und isometrischer Tetanus) ist abhängig von der Versuchstemperatur, von der Größe der Längenänderung und von der Entdehnungsgeschwindigkeit. Mit zunehmender Ermüdung nimmt die Gipfelspannung ab; die Dehnbarkeit wird nicht beeinflusst.

Es besteht keine Korrelation zwischen der Größe der Gipfelspannung und der Dehnbarkeit.

Aus der Geschwindigkeits- und Temperaturabhängigkeit wird gefolgert, daß die Kontraktion nicht die statisch-elastischen Eigenschaften beeinflusst, sondern die Dämpfung des Systems erhöht.

Schrifttum

- 1 Aubert, X., et al. (1951) zitiert nach H. Reichel (1960) — 2 Bandmann, H. J. u. H. Reichel, Zschr. Biol. **107** (1954): 67 — 3 Barkan, G., Ph. Broemser u. A. Hahn, Zschr. Biol. **74** (1922): 1 — 4 Bommert, Ch., Zschr. Biol. **113** (1961): 58 — 5 Buchthal, F., Dansk Biol. Medd. **17** (1942): 2 — 6 Buchthal, F. u. E. Kaiser, Dansk Biol. Medd. **21** (1957): 7 — 7 Buchthal, F. u. P. Rosenfalck, Amer. Physiol. Soc. **1957**: 73 — 8 Castell, R., Dissertation München (1961) (bisher unveröffentlicht) — 9 Ebbecke, U., Pflügers Arch. **240** (1938): 458 — 10 Ernst, E., Die Muskeltätigkeit. Verlag der ungarischen Akademie der Wissenschaften 1958 — 11 Greven, K., Zschr. Biol. **103** (1950): 321, zitiert nach Bandmann et al. (1954) — 12 ders., Zschr. Biol. **104** (1951): 63 — 13 Honke, P., Act. Physiol. Scand. **15** (1947): 9 — 14 Heintzen, P., H. G. Kraft u. O. Wiegmann, Zschr. Biol. **108** (1956): 401 — 15 Hill, A. V., Proc. Roy. Soc. London **137** (1950): 320 — 16 ders., ebda. **139** (1952): 464 — 17 Hoffmann, P., Zschr. Biol. **61** (1913): 311 — 18 Lundin, G., Act. Physiol. Scand. **7** (1944): 52 — 19 Pieper, H., H. Reichel u. E. Wetterer, Zschr. Biol. **104**, 1951 — 20 Reichel, H. u. A. Bleichert, Experientia **11** (1955): 286 — 21 Reichel, H., F. Zimmer u. A. Bleichert, Zschr. Biol. **108** (1956): 188 — 22 Reichel, H., Muskelphysiologie. Berlin, Göttingen, Heidelberg 1960 — 23 Rosenfalck, P. u. F. Buchthal, Pflügers Arch. **260** (1955): 197 — 24 Schoepfle, G. M., M. Gordon u. A. S. Gilson Jr., J. Cellul. Comp. Physiol. **27** (1946): 105 — 25 Wagner, R., Zschr. Biol. **84** (1926): 373 — 26 Wöhlich, E., Naturwissensch. **28** (1940): 305.

Lebenslauf

Am 15. Dezember 1929 wurde ich, Peter Friedrich Wilhelm Sörensen, als Sohn des Dentisten Carl Sörensen und seiner Ehefrau Else, geb. Zwilling, in Salzwedel (Altmark) als erstes von zwei Geschwistern geboren und evangelisch getauft. Im Jahre 1932 starb mein Vater. Im Jahre 1936 kam ich in Hamm (Westfalen) in die Volksschule. Von 1940 bis 1943 besuchte ich in Hamm die Graf-Adolf-von-der-Mark-Schule, eine Oberschule für Jungen. Nach Kriegsschluß erlernte ich wegen Vermögensverlust zunächst das Rundfunkmechanikerhandwerk. Ab Herbst 1951 besuchte ich das Abendgymnasium der Stadt Dortmund, an dem ich im Herbst 1954 das Reifezeugnis erhielt. Ein Jahr lang arbeitete ich als Schmelzer an einem Hochofen der Hösch A.-G. in Dortmund und konnte dann das Studium der Medizin im Herbst 1955 in München beginnen. Nach dem sechsten Semester legte ich mein Physikum in München ab und verbrachte das siebente Semester in Freiburg. Danach kehrte ich nach München zurück und begann im Physiologischen Institut der Universität München unter Herrn Professor Dr. med. H. Reichel mit Versuchen in der Muskelphysiologie. Seit 1962 gehöre ich der Studienstiftung des Deutschen Volkes an. Im Juni 1962 habe ich das medizinische Staatsexamen vor der Medizinischen Fakultät in München abgelegt.

